***RESPUESTA A LAS LESIONES EN ESPECIES
ARBOREAS CARACTERISTICAS DE UN
BOSQUE ESTACIONALMENTE SECO DE
BOLIVIA***

Documento Técnico 84/1999

**T. Schoonenberg
M. Pinard
S. Woodward**
Autores

Contrato USAID: 511-0621-C-00-3027-00
Chemonics International
USAID/Bolivia
Diciembre, 1999

Objetivo Estratégico de Medio Ambiente (USAID/Bolivia)

***Respuesta a las Lesiones
en Especies Arbóreas
Características de un
Bosque Estacionalmente
Seco de Bolivia***

***Proyecto de Manejo
Forestal Sostenible
BOLFOR***

Cuarto Anillo
esquina Av. 2 de Agosto
Casilla 6204
Teléfonos: 480766 - 480767
Fax: 480854
e-mail: bolfor@bibosi.scz.entelnet.bo
Santa Cruz, Bolivia

*BOLFOR es un proyecto financiado por USAID y el Gobierno de Bolivia e implementado por
Chemonics International, con la asistencia técnica de Conservation International,
Tropical Research and Development y Wildlife Conservation Society*

TABLA DE CONTENIDO

	Página
RESUMEN EJECUTIVO	
SECCION I INTRODUCCION	I-1
SECCION II REVISION BIBLIOGRAFICA	II-1
SECCION III METODOLOGIA	III-1
A. Lugar de Estudio	III-1
B. Selección de Especies para el Estudio	III-4
C. Propiedades Físicas	III-4
D. Lesiones	III-4
E. Respuesta a las Lesiones - Muestreo y Análisis Histoquímico	III-5
F. Respuesta a las Lesiones - Actividad de Hongos e Insectos	III-6
SECCION IV RESULTADOS	IV-1
A. Propiedades Físicas de la Corteza	IV-1
B. Experimento con Lesiones	IV-1
C. Respuesta a las Lesiones - Exudaciones Y Actividad de Hongos e Insectos	IV-1
D. Respuesta a las Lesiones - Decoloración General de Tejidos a los 60 días	IV-3
E. Análisis Histoquímico	IV-3
F. Relación entre Propiedades Físicas de la Corteza y Respuesta a las Lesiones	IV-7
SECCION V DISCUSION	V-1
SECCION VI REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	VI-1

Cuadros:

Cuadro 1. Características de las doce especies seleccionadas para el estudio. El valor comercial se basa en los precios del mercado interno en 1998. La densidad de fustes y el área basal (árboles ≤ 30 cm dap) se tomaron de datos de inventarios (densidad de muestreo de 0.24%, ASE 1997). (Pag. III-3)

Cuadro 2. Propiedades físicas de la corteza de las doce especies estudiadas. Se presentan los valores medios (N). Las categorías de textura de la corteza se basan en Junikka (1994). (Pag. IV-2)

Cuadro 3. Características de las exudaciones (ej. savia) vinculadas con las lesiones causadas en seis especies arbóreas. (Pag. IV-4)

Cuadro 4. Evaluación cualitativa de la actividad de insectos y microbios a los 60 días de producirse los tres tipos de lesiones de corteza. Las lesiones mecánicas se causaron mediante una broca, las quemaduras de baja intensidad implicaron el calentamiento del cambium hasta alcanzar los 45EC, las quemaduras de alta intensidad implicaron el calentamiento del cambium hasta alcanzar los 100EC. Se evaluaron cinco árboles para cada especie. Se asignó una calificación de 0 a 3 a la actividad de insectos y microbios, abarcando desde ninguna (0) hasta gran (3) actividad. En el cuadro se presenta la suma de la calificación de los cinco árboles por especie (calificación máxima posible = 15), junto la calificación media entre paréntesis. (Pag. IV-4)

Cuadro 5. Media de profundidad (# de células de espesor) de la decoloración en la madera vinculada con tres tipos de lesiones en la corteza de 6 especies arbóreas. El espesor de la corteza se representa en milímetros. (Pag. IV-6)

Cuadro 6. Relaciones entre características de la corteza y variables referentes a la respuesta a lesiones. En todos los casos, N = 6 especies. Se presentan coeficientes de categoría de Spearman (el valor de P se indica entre paréntesis). Sólo se presentan las correlaciones significativas con un valor de alfa = 0.10. En el análisis se usaron el espesor medio de la corteza, la gravedad específica y el porcentaje de contenido de humedad de las especies (N = 15). La profundidad de la decoloración se midió en cinco árboles a los 60 días de producirse las lesiones. Las lesiones mecánicas se realizaron con un broca, las quemaduras de alta y baja intensidad se efectuaron mediante un soplete, simulando lesiones causadas por incendios, las quemaduras de baja intensidad subieron la temperatura del cambium hasta aproximadamente 45EC y las quemaduras de alta intensidad hasta alrededor de 100EC. El espesor de la peridermis de las lesiones y la zona-límite ligno-suberizada se midieron en 5 campos de cinco muestras de cada uno de los 5 árboles estudiados por especie. (Pag. IV-8)

RESUMEN EJECUTIVO

Se midieron las respuestas, de corto plazo, a las lesiones en el tronco, durante un período de 60 días, en cinco individuos pertenecientes a seis especies arbóreas de un bosque estacionalmente seco en Bolivia. Se infligieron tres tipos de lesión para simular daños mecánicos a la corteza y daños causados a la misma por fuego de baja y alta intensidad. Las lesiones mecánicas se causaron mediante una broca de 7 mm que penetró la corteza y el cambium, y las lesiones térmicas mediante la aplicación de calor, con un soplete de propano, elevando la temperatura del cambium hasta 45E C (fuego de baja intensidad) y por encima del límite letal (100E C, fuego de alta intensidad). El grado de decoloración de la madera causado por las lesiones varió según el tipo y la gravedad de éstas; el fuego de alta intensidad produjo mayor decoloración, el fuego de baja intensidad menor decoloración y las lesiones mecánicas intermedia. La tasa de formación de compartimientos en las lesiones varió entre las especies, siendo las dos especies de corteza delgada las que más rápido crearon una distintiva zona-límite posteriormente a los daños. No obstante, 60 días después de causadas las lesiones, las seis especies habían producido una peridermis evidente en las lesiones, mostrando una zona-límite lignosuberizada. La cantidad de decoloración de la madera, relacionada con las lesiones, apareció independientemente de la tasa de formación de zonas límite o el espesor de la zona. El espesor de la corteza brindó una medida práctica de la resistencia de las especies a la decoloración de la madera a causa del fuego de baja intensidad, mas no así del de alta intensidad en el que la corteza se separó, ocasionalmente, del cambium o se rajó y agrietó. El fuego de alta intensidad produjo necrosis aguda de tejidos. Las exudaciones de savia causadas por daños mecánicos cubrieron completamente las heridas de cinco de las seis especies, 4 a 5 días después de haberse producido éstas; sin embargo, se desconoce su papel en la limitación del ataque de bacterias a las lesiones. La variabilidad en las respuestas de corto plazo a las lesiones, en lo que se refiere a especie, tipo de heridas, gravedad de éstas y otros factores, podría tener efecto en las diferencias de la composición y abundancia de los microorganismos que atacan las lesiones, con implicaciones para la reducción de calidad de la madera y el desarrollo de putrefacción.

SECCION I

INTRODUCCION

En el oriente de Bolivia, las presiones poblacionales y económicas han causado la expansión de la agricultura hacia áreas de sabanas y bosques secos. Las zonas de bosque seco que colindan con sabanas se incendian, regularmente, en el límite más seco del bosque, pero el fuego penetra con menor regularidad al interior del bosque (Murphy y Lugo 1986). La creciente fragmentación de los bosques cambia el clima del subdosel mediante efectos de borde: reducción de la humedad relativa y aumento de la temperatura (Turton y Freiburger 1997). Estos cambios microclimáticos también se producen cuando se extrae madera de los bosques intactos (Hodsworth y Uhl 1998). Los cambios aumentan la susceptibilidad del bosque al fuego y la mayor presencia humana dentro y cerca del bosque brinda una fuente para la ignición. Es probable, por lo tanto, que la frecuencia de incendios que penetren a los bosques aumente en el país (Pinard y Huffman 1997). Esto constituye una preocupación para el manejo forestal por varias razones, pero el presente estudio está enfocado en los efectos del fuego y el daño físico sobre las especies maderables comerciales.

El daño causado a los árboles por los incendios superficiales está generalmente limitado al lado de barlovento y cerca de la base (Gutsell y Johnson 1996). Puesto que esta sección del fuste corresponde a la mayor proporción del volumen maderable, el daño a la madera puede significar una baja considerable del rendimiento. En incendios de alta intensidad, los árboles pueden morir inmediatamente y aquéllos dañados por el fuego mostrarán reducciones en la tasa de crecimiento (Craighead 1927) y pérdida de vigor, la cual generalmente concluye con una muerte prematura (Waring 1987). Las cicatrices dejadas por el fuego también están vinculadas con decoloración y putrefacción de la madera (Berry 1969). Esto, a su vez, debilita a los árboles, haciéndolos susceptibles a mayores daños y, en última instancia, la madera pierde todo su valor comercial.

El objetivo del presente estudio fue establecer la relación que existe entre los daños causados por el fuego y el grado de decoloración de la madera en un número de especies arbóreas comercialmente importantes de un bosque estacionalmente seco en el departamento de Santa Cruz, Bolivia. La investigación está enfocada en los efectos del daño a los fustes, puesto que en esta región los incendios superficiales son más comunes que los del dosel.

Se investigaron, también, los efectos de las lesiones mecánicas, de modo que la presente investigación es igualmente relevante en cuanto al daño mecánico causado por las operaciones de aprovechamiento forestal. En un estudio realizado en la Amazonia oriental, en el que se extrajo sólo un 2% de los árboles aprovechables, 26% de los restantes fueron destruidos o dañados y se produjeron mayores daños como resultado de la construcción de pistas de arrastre y caminos (Uhl y Vieira 1989). En otras áreas, el valor del daño al bosque residual durante la extracción forestal puede ascender hasta un 70%. Aún en casos en que se utilizan métodos de aprovechamiento de impacto reducido, se han registrado valores de daños que exceden el 10% (Pinard *et al.* 1995). La información sobre la respuesta de las especies a las lesiones podrá ser utilizada por los

silvicultores interesados en la manipulación de la composición de rodales, con el fin de favorecer a las especies resistentes a la putrefacción o para predecir las pérdidas de madera debidas a los daños.

Los objetivos específicos del presente estudio son los siguientes:

1. Comparar la respuesta histológica de seis especies arbóreas a las lesiones en la corteza (la formación de zonas-límite y la peridermis de las lesiones).
2. Comparar el grado de decoloración de la madera producida por lesiones a los 60 días de producirse éstas para seis especies y en tres tipos de lesiones (mecánicas-broca; fuego de baja intensidad; fuego de alta intensidad).
3. Describir la relación entre las propiedades físicas de la corteza y la respuesta de las especies a las lesiones (profundidad de la decoloración de la madera a los 60 días, espesor de la peridermis de la lesión a los 30 y 60 días).

SECCION II

REVISION BIBLIOGRAFICA

Tanto la formación de cicatrices como la importancia de la intensidad del fuego para las lesiones del fuste han sido debidamente documentadas. El desarrollo de cicatrices está afectado por numerosas variables y complejas relaciones en cuanto a dinámica de fluidos y procesos de transferencia de calor (Johnson 1992, Gutsell y Johnson 1996). Sin embargo, se ha estudiado menos la relación entre las lesiones causadas por el fuego y el desarrollo de putrefacción (no obstante, véase Basham 1978).

Frecuentemente se usa el espesor de la corteza para indicar la resistencia al fuego de una especie (Starker 1934, Hare 1965, Reifsnyder *et al.* 1967, Vines 1968, Uhl y Kauffman 1990, Pinard y Huffman 1997) y se ha demostrado que éste está relacionado con el dap (engrosamiento de la corteza con crecimiento radial del tronco) (Reifsnyder *et al.* 1967, Hengst y Dawson 1993, Pinard y Huffman 1997). La capacidad de la corteza para proteger al cambium vascular durante temperaturas altas está menos afectada por el contenido de humedad y la gravedad específica que por el espesor de la corteza (Hengst y Dawson 1993, Martin 1963, Reifsnyder *et al.* 1967, Pinard y Huffman 1997) si bien estas características pueden influir en la transferencia de calor. Las especies de corteza delgada muestran tendencia hacia valores más altos de gravedad específica y valores más bajos de contenido de humedad (Hare 1965, Spalt y Reifsnyder 1962). Las anomalías en la estructura de la corteza, tales como la presencia de escamas, también pueden proteger al cambium del calor (Reifsnyder *et al.* 1967).

Las propiedades de la corteza tienen, también, un papel importante en la resistencia a patógenos. Las propiedades físicas y químicas de la corteza y madera confieren resistencia pasiva a la penetración de patógenos y su crecimiento dentro de los tejidos. Las propiedades físicas que afectan la actividad de patógenos incluyen la gravedad específica, la porosidad y el contenido de humedad de tanto la corteza como la madera. Las propiedades químicas que afectan la actividad de patógenos son el contenido de celulosa, lignina, hemicelulosa, gomas, resinas, tanino y fenoles en los tejidos, así como el tipo, la cantidad y distribución de extractos tales como cera, grasas, alcohol y esteroides (Woodward 1992). Estas características se pueden usar para definir la resistencia pasiva al ataque de patógenos y la putrefacción mediante lesiones causadas por el fuego. La emisión de exudaciones de la madera posteriormente a las lesiones es una respuesta activa para resistir a los patógenos tanto química como físicamente.

Otro grupo de respuestas activas a las lesiones es de tipo celular y consiste en cambios que se producen en los tejidos presentes a tiempo de producirse éstas y cambios que ocurren en los tejidos formados posteriormente a los daños. En el primer caso, al interactuar el árbol y los patógenos, se forman límites entre tejidos sanos e infectados. Esta reacción sirve para demorar la propagación interna de organismos patógenos que se desarrollan después de producirse las lesiones (Shain 1967, 1979; Shortle 1979). La zona de reacción en los tejidos xilemáticos (Shigo 1984) se puede identificar por el color, mostrándose a veces como un límite impregnado de resina (Gibbs 1968, Rishbeth 1972). Dentro de los tejidos de la corteza, se forma una barrera de tejido protector junto al cambium, la cual sirve para aislar los tejidos formados antes de la lesión de los formados después de producirse ésta. Este proceso doble, de lesión y respuesta a la

infección se conoce como *Acompartimentalización* (Shigo 1984). La velocidad con que los árboles reaccionan a las lesiones y las infecciones, y forman compartimientos alrededor del tejido dañado es importante para evitar el ataque de patógenos causantes de cancro y putrefacción (Woodward y Pockock 1996) y limitar el grado de esta última.

La cronología de la respuesta a las lesiones y los cambios anatómicos que se producen ha sido descrita en mayor detalle, tal como se resume en Biggs (1992). A las 24 horas de producidas las lesiones, es posible observar al microscopio la degradación de los gránulos de almidón. El aumento del contenido de lignina celular (lignificación) se hace aparente a las 72 horas (Bramble 1934, Butin 1955, Mullick 1977, Soo 1977, Krahrmer 1980, Biggs *et al.* 1983a, Biggs 1984a, 1985a,b, Woodward y Pearce 1988). La deposición de suberina en las células lignificadas ocurre entre 24 y 48 horas después de la lignificación (Biggs 1985b). A los 4 a 7 días se puede encontrar una zona ligno-suberizada de límite en las lesiones de los árboles en crecimiento, ubicada cerca del cambium vascular. La peridermis necrofiláctica se puede formar a los 10 días de producida la lesión y la formación total de la zona de límite y la peridermis alrededor de toda la herida puede tomar hasta 28 días (Biggs 1985b). Al formarse hacia afuera el tejido-límite, se originan internamente nuevas células de felógeno. Puesto que el felema se produce hacia afuera, el límite ligno-suberizado se comprime y su espesor se reduce (Biggs 1986a). También se ha observado que la totalidad de la zona ligno-suberizada no se forma simultáneamente. Asimismo, existe una secuencia en la deposición de lignina y suberina que depende de su proximidad al cambium vascular (Biggs 1985b). Es posible que el desarrollo de la barrera ligno-suberizada sea iniciado por la difusión de sustancias originadas en el tejido dañado (Biggs y Peterson 1990, Biggs 1992, Woodward 1992).

Se ha mostrado que la secuencia de eventos que se suscita entre el momento de producirse la lesión y la putrefacción de la madera está afectada tanto por defensas pasivas como activas y se ha descrito la formación de compartimientos de tejido infectado con los consecuentes cambios anatómicos. Existen otros factores que influyen en la putrefacción de la madera, a saber la abundancia de patógenos. Sin embargo, no se ha determinado la relación que existe entre el tipo de lesión y el grado de putrefacción y las reacciones químicas en los tejidos de la corteza y el xilema de varias especies de árboles tropicales. Se espera establecer una relación causal entre lesiones y putrefacción, mediante la investigación de las reacciones a los tipos de herida (de origen mecánico y térmico) y manteniendo condiciones idénticas para cada lesión en lo que se refiere a posición, gravedad y tamaño, y estado de salud y ambiente del árbol.

SECCION III METODOLOGIA

A. Lugar de Estudio

El estudio se llevó a cabo en un bosque tropical, estacionalmente seco, ubicado en la región de la Chiquitanía en el oriente de Bolivia (Municipio de Concepción, Provincia Ñuflo de Chávez del Departamento de Santa Cruz). La zona es parte de una concesión maderera de 30.000 ha de superficie, dividida en tres propiedades administradas por la empresa Amazonic Sustainable Enterprises (ASE). El estudio se efectuó en una porción de 500 ha de la propiedad denominada Amazonic®, situada 40 km al este del pueblo de Concepción (16°07'S, 61°43'O; 458 msnm).

La región recibe una precipitación media anual de 1.100 mm, que se distribuye en los meses de verano, desde noviembre hasta marzo. La estación seca es pronunciada y se extiende desde abril hasta octubre; la temperatura promedio anual es de 24.3°C. Durante el invierno, frentes fríos acompañados de lluvias y vientos del sudeste, que se originan en las pampas argentinas, producen bajas marcadas de la temperatura, pero las medias mensuales no difieren significativamente de la temperatura media anual. El estudio se realizó de agosto a noviembre de 1998, hacia fines de la estación seca.

Geológicamente, la región forma parte del Escudo Chiquitano: complejo cristalino Precámbrico de esquistos foliados y de gneis. En áreas elevadas se presentan rocas graníticas, domos y peñascos donde la regolita ha quedado expuesta por acción de los elementos (Selby 1993, Pariona 1998). El paisaje varía desde plano hasta ligeramente ondulado. La altitud en el sitio de estudio fluctúa entre 408 y 511 msnm.

Los suelos de la zona son inceptisoles y alfisoles bien drenados (Killeen *et al.* 1990) y oxisoles (Iporre 1996). Estos se derivan de ferritas con bajo contenido de arcilla, ricas en óxidos de aluminio y hierro, y pobres en silicatos (Pariona 1998). No existen cauces importantes de agua en el lugar, pero se observó evidencia de varios arroyos estacionales, cuyos lechos se hallaban secos durante el período de estudio.

El bosque de la región se clasifica como seco de transición (Unzueta 1975). Geográficamente, la zona constituye una transición entre la Amazonia, el Cerrado y el Chaco, pero la vegetación es distintiva y semejante a la de las catingas (Prado y Gibbs 1993), constituyendo un complejo mosaico de sabanas naturales y bosques secos a subhúmedos. El bosque es semideciduo y cuenta hasta con 140 especies arbóreas. El dosel superior alcanza los 20 m de altura y está ocupado por especies dominantes de copa grande tales como morado (*Machaerium scleroxylon* Tul.), cedro (*Cedrela fissilis*), tajibo (*Tabebuia impetiginosa* Standl.), curupaú (*Anadenanthera colubrina* Brenan), cuchi (*Astronium urundeuva* Engl.) y mapajo (*Ceiba samauma* Schumann). Las especies codominantes, de 15 a 20 m de altura, incluyen moradillo (*Machaerium* sp.), momoqui (*Caesalpinia pluviosa*), jichituriqui (*Aspidosperma rigidum*), pequí blanco (*Eriotheca* sp.), azúcaró (*Spondias mombin*), sirari (*Copaifera chodatiana*) y tarara amarilla (*Centrolobium microchaete* Lima ex. G.P. Lewis). Entre las

subdominantes menores a 15 m de altura están tasaá (*Acosmium cardenasii*), cari cari (*Acacia polyphylla* DC), sahuinto (*Myrciaria* sp.) y cusé (*Casearia gossypiosperma*).

En la década del 70, los bosques de la región estuvieron sujetos a la explotación selectiva (Adescreme®) de *M. scleroxylon* y recientemente, a fines de la década del 80, lo mismo sucedió con *A. urundeuva* (ASE 1997). Se desconocen, en su totalidad, los efectos de estas acciones en la composición del bosque, pero, en lo que se refiere al área basal, las especies mencionadas se encuentran en undécimo y séptimo lugar, respectivamente. La caída de árboles por el viento es un rasgo común de la región, creándose así bastantes claros naturales. Esto se debe, en parte, a los sistemas radiculares superficiales de muchos árboles, que adquieren esta característica como resultado de los suelos poco profundos. El conocimiento sobre la frecuencia de los incendios en la región es limitado. Las lesiones causadas por el fuego en los árboles del lugar de estudio confirman el paso reciente de un incendio forestal, el cual ocurrió en 1993 (D. Kennard com. pers.) y los trabajadores de la zona estiman que anteriormente a éste, el último incendio se produjo hace aproximadamente 40 años. Dichos incendios están relacionados, posiblemente, con las sequías, son poco frecuentes y de alta intensidad (Pinard y Huffman 1997).

B. Selección de Especies para el Estudio

El criterio para la selección de las 12 especies del estudio se basó en que éstas sean comercialmente importantes y representen una amplia gama de vulnerabilidad al fuego, fundamentada, primordialmente, en el grosor de la corteza. Puesto que la respuesta de ciertas especies a las lesiones generalmente implica defensas químicas para limitar la invasión de patógenos, posterior a las lesiones, también se incluyeron en el estudio las especies con defensas químicas evidentes, que se manifiestan como exudaciones de savia.

Se examinaron cifras de inventarios forestales previamente a las visitas al lugar de estudio y se elaboró una lista preliminar sobre la base de los criterios mencionados anteriormente y el número de árboles por hectárea. Una vez en el sitio de estudio, se establecieron transectas de exploración para evaluar la abundancia de cada especie y establecer algunas características básicas de sus hábitats. La mayoría de las especies se encontraba distribuida uniformemente en el lugar, pero en ciertos casos la abundancia estaba relacionada con factores topográficos. Una vez satisfechos los criterios de abundancia y accesibilidad, se seleccionaron las 12 especies (Cuadro 1). En el resto del presente trabajo éstas serán indicadas sólo por su género.

La selección de árboles se efectuó como se indica a continuación. La concesión fue dividida en bloques de 100 hectáreas, cada uno de 1.000 por 1.000 metros. El área utilizada para el estudio había sido aprovechada recientemente, lo que dejó una red de caminos, pistas de arrastre y sendas para el censo. Las transectas se ubicaron mediante la superimposición de una grilla o cuadrícula sobre un mapa de cada bloque. Los puntos se trazaron mediante la elección, al azar, de números a partir de la cantidad de líneas de cuadrícula de los ejes x y y . Para cada punto trazado en el mapa, se conectaron los dos caminos, pistas o sendas más cercanos mediante una línea recta y ésta se usó como transecta. Se crearon más transectas hasta seleccionar un total de 180 árboles.

Cuadro 1. Características de las doce especies seleccionadas para el estudio. El valor comercial se basa en los precios del mercado interno en 1998. La densidad de fustes y el área basal (árboles ≤ 30 cm dap) se tomaron de datos de inventarios (densidad de muestreo de 0.24%, ASE 1997).

Espece	Nombre común	Familia	Valor comercial	No. por ha.	Area basal (% del total)	Actividad de las exudaciones de la madera ¹
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Curupaú blanco	Leguminosae	medio	21.11	19.03	alta
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	Jichituriqui	Apocynaceae	medio	2.21	2.11	baja
<i>Astronium urundeuva</i>	Cuchi	Anacardiacea	medio	2.04	3.66	alta
<i>Caesalpinia pluviosa</i>	Momoqui	^a Leguminosae	medio	7.47	7.51	media
<i>Ceiba samauma</i>	Mapajo	Bombacaceae	bajo	0.17	0.27	baja
<i>Centrolobium microchaete</i>	Tarara amarilla	Leguminosae	medio	6.83	6.03	alta
<i>Eriotheca cf. roseorum</i>	Pequí Blanco	Bombacaeae	bajo	0.2	0.2	alta
<i>Machaerium scleroxylon</i>	Morado	Leguminosae	alto	1.47	2.11	media
<i>Peltogyne heterophylla</i>	Sirari	Leguminosae	medio	0.38	0.53	baja
<i>Poepigia procera</i>	Tasaá	Leguminosae	bajo	29.39	25.14	media
<i>Spondias mombin</i>	Azucaró	Anacardiacea	bajo	1.97	3.02	alta
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Tajibo	^a Bignoniaceae	medio	5.28	6.28	media

Sólo aquellos individuos ubicados a una distancia igual o menor a 50 metros fueron seleccionados, entre la población de las especies enfocadas para el estudio, para el sub-grupo a usarse en el experimento de lesiones. Esto debido a la maquinaria pesada necesaria para el experimento. A partir de dicha sub-población, se seleccionó al azar la población de muestra.

Posteriormente, se escogió entre las doce especies enfocadas un sub-grupo de seis para el experimento de lesiones, de modo que éste represente toda la variedad de características de la selección original. Se incluyeron especies de modo que éstas cubran toda la gama de espesor de corteza, vulnerabilidad estimada a los patógenos e importancia comercial (en valor de especies y área basal). De cada uno de los diez árboles muestreados por las características de su corteza, se seleccionaron cinco, al azar, para el experimento de lesiones. Si algún individuo estaba enfermo, era inaccesible o se mostraba de alguna manera poco apto, se escogió un sustituto también al azar.

C. Propiedades Físicas

Se requirieron 15 individuos por especie para la investigación sobre propiedades físicas de la corteza. Se extrajo de cada árbol una sección de corteza (de 5 cm x 5 cm) de la cara norte del fuste, a 50 cm sobre el nivel del suelo. Esta operación se efectuó con martillo y formón. Luego, se midió el espesor máximo de la corteza hasta el cambium en el área de muestra. Se midió el dap y se emplaquetaron los árboles, asignando a cada uno un número y ubicándolo en un mapa.

Cinco muestras de corteza de cada especie se mantuvieron sumergidas en FAA (formol:ácido acético:etanol al 70%, 5:5:9 v/v/v) durante 24 horas, para su fijación química, y se almacenaron en etanol al 50% para ser analizadas en Aberdeen. Las diez muestras por especie restantes se pesaron en el campo y se almacenaron en bolsas herméticas, para la correspondiente medición de sus propiedades físicas en Santa Cruz. Estas muestras se pesaron nuevamente y se calculó su volumen húmedo mediante desplazamiento de agua. Seguidamente, las muestras se secaron a 80EC y masa constante, se pesaron nuevamente y se calculó su contenido de humedad (%) y gravedad específica (g/cm^3). La apariencia física y la estructura de la corteza de cada una de las especies se clasificaron de acuerdo a la terminología estandarizada que define Junikka (1994). Inmediatamente después de extraer la sección de corteza, se registró la cantidad, el color y la viscosidad de la exudación.

D. Lesiones

Para caracterizar la respuesta de las especies a las lesiones mecánicas y térmicas, se llevó a cabo un experimento para simular cicatrices causadas por el aprovechamiento y el fuego. En cada árbol, se hicieron seis lesiones entre 50 y 150 cm del suelo. Se efectuaron cuatro lesiones mediante una broca de 7 mm. Estas se perforaron a través de la corteza, hasta el cambium vascular, a 60, 70, 80 y 90 cm del nivel del suelo. Se hicieron dos lesiones adicionales utilizando la tecnología modificada de Basham (1978). Se usó un soplete para simular intensidades altas y bajas de fuego.

Se fijó firmemente a cada árbol una plancha de cobre de 2 mm y de 17.5 cm x 14 cm con alambre de acero. Se usó un soplete a una temperatura máxima de 1800EC para aplicar calor a la plancha de cobre, de modo que la llama actúe parejamente sobre el área. La primera lesión, que simulaba una quemadura de baja intensidad, se situó a una altura de entre 100 y 125 cm del suelo y la superficie se calentó hasta llegar a una temperatura del cambium de aproximadamente 45EC. La segunda lesión, que simulaba una quemadura de alta intensidad, se ubicó entre 125 y 150 cm del suelo y se calentó hasta alcanzar una temperatura de aproximadamente 70EC. La duración del calentamiento necesario para lograr una temperatura particular del cambium generalmente depende del espesor de la corteza. El tiempo requerido para cada intensidad de quema se estableció mediante la relación, elaborada por Pinard y Huffman (1997), entre la temperatura del cambium y el espesor de la corteza. Se efectuaron ensayos en otros árboles para adaptar dicha relación a las condiciones del lugar y al equipo usado en este experimento. Este procedimiento se llevó a cabo en un mínimo de tres árboles por especie, los cuales fueron seleccionados al azar en tres transectas. Se practicó una incisión en la corteza, en el lado derecho del área a ser lesionada. Se insertó la sonda de un termómetro digital debajo de la corteza, en un punto ubicado debajo de la zona de calentamiento. Luego, se calentó la corteza según el método anteriormente descrito y se registró el tiempo necesario para que la temperatura suba de 30EC a 45EC y de 30EC a 100EC (Anexo 2).

Durante los tratamientos de quema de baja y alta intensidad, se registró el tiempo tomado por cada árbol para alcanzar la temperatura del cambium prevista como objetivo, junto con la temperatura final de éste (en algunos casos la temperatura continuó subiendo después de haber cesado el calentamiento) y la de la corteza externa una vez alcanzada la temperatura prevista.

E. Respuesta a las Lesiones - Muestreo y Análisis Histoquímico

Las cuatro lesiones taladradas se usaron para determinar la respuesta de los árboles a las heridas. Tres de las lesiones y el tejido adyacente se extrajeron, con diferentes intervalos de tiempo, mediante un sacabocados de acero de 25 mm. La primera lesión se extrajo y fijó en FAA inmediatamente después de ser causada. Después de 24 horas, se decantó el FAA y los tejidos se almacenaron en una solución de etanol al 50% para su posterior análisis. La segunda y tercera lesiones se extrajeron después de 15 y 30 días respectivamente y se fijaron y almacenaron usando el método mencionado. Las tres lesiones restantes (una mecánica y dos térmicas) se extrajeron 60 días después de haber sido infligidas.

En el diseño del experimento, los árboles serían cortados después de 60 días, para seccionar así las lesiones; esto se llevó a cabo con todos los árboles de dap menor a 25 cm. Sin embargo, los árboles grandes se dejaron en pie y se extrajeron de los fustes segmentos mayores a la extensión de las lesiones. Con esto, se evitó interferir en las labores de aprovechamiento y causar daños a árboles vecinos. Cada segmento fue disecado y examinado cuidadosamente. Se registró el color, grado y patrón de tinción de la madera de cada lesión y se recolectaron secciones radiales de tejido (2.5 cm de diámetro y 4 cm de largo), las cuales se fijaron químicamente y almacenaron en una solución de etanol al 50% para su posterior análisis anatómico.

Las muestras almacenadas se transportaron al laboratorio y se extrajeron secciones longitudinales de 15 a 20 Fm de espesor mediante un micrótopo. Las secciones se montaron en portaobjetos de vidrio y se examinaron bajo un microscopio óptico/UV (Carl Zeiss Jenamed 2). De las 5 muestras por tipo de lesión por especie, tres se usaron para análisis y en cada muestra se examinaron cinco secciones. Debido a limitaciones de tiempo, sólo se efectuaron mediciones detalladas en las muestras de lesiones mecánicas.

Las muestras del día 0 se examinaron con un microscopio óptico de 125x de aumento. La estructura anatómica de la corteza se registró para brindar un ejemplo de tejido no lesionado, para su comparación con las muestras de lesiones. Las secciones de las cuatro lesiones mecánicas y las dos térmicas se rehidrataron para eliminar el etanol y se tiñeron con floroglucinol y ácido clorhídrico para coadyuvar en la detección de depósitos de lignina y suberina en los tejidos presentes a tiempo de producirse las lesiones y en los nuevos tejidos formados en respuesta a las heridas (Biggs 1985a). Se dejó que las secciones reaccionen durante 5 minutos antes del examen con 125x de aumento, bajo luz de tungsteno y UV. La suberización se cuantificó mediante un conteo del número de estratos celulares presentes en la zona límite. En las zonas donde se formó una peridermis, se registró el número de estratos celulares, así como la profundidad a la que éstos se formaron con respecto a la superficie de la lesión. En lo posible, también se tomó nota de la profundidad de la necrosis. Asimismo, se efectuó una descripción general de cualquier anomalía y cambio celular observados, como apoyo a la descripción del desarrollo de peridermis en las lesiones.

F. Respuesta a las Lesiones - Actividad de Hongos e Insectos

Transcurridos 20 y 60 días después de causadas las lesiones, se evaluó la actividad de hongos e insectos en las heridas. Se usó una escala de 1 a 3 para categorizar la cantidad de actividad; la cobertura de las lesiones y la profundidad de penetración se consideraron para la evaluación de la actividad micótica. Se tomó en cuenta el número de especies e individuos hallados en las lesiones para evaluar la actividad de insectos.

SECCION IV RESULTADOS

A. Propiedades Físicas de la Corteza

Las propiedades físicas de la corteza variaron enormemente entre las 12 especies estudiadas (Cuadro 2; Figura 1). El espesor medio de la corteza fluctuó entre 5 y 28 mm, el contenido de humedad entre 22 y 67% y la gravedad específica de 0.25 a 0.66 g/cm³. El espesor de la corteza no está correlacionado con la gravedad específica, pero podría estar negativamente correlacionado con el contenido de humedad ($r=-0.78$, $P=0.07$, $N=6$).

B. Experimento con Lesiones

Los treinta árboles utilizados para el experimento con lesiones recibían, en general, una cantidad adecuada de luz y se encontraban en buenas condiciones a tiempo de causarse las lesiones (Anexo 1). Uno de los árboles (B29, *Acosmium*) se eliminó del estudio al evidenciarse que había sido anillado y moriría a la larga.

Las quemaduras de baja intensidad, en las que el aumento previsto de la temperatura debía alcanzar los 45EC, produjeron temperaturas de 40 a 45EC en el cambium (Anexo 2). La dificultad para controlar el calentamiento del cambium se produjo, en parte, por las variaciones en el equipo utilizado para este fin y, en parte, por las diferencias en espesor y estructura (ej. fisuras) de la corteza de los árboles. Las temperaturas del cambium registradas en las quemaduras de alta intensidad fluctuaron entre 76 y 118EC (Anexo 2). Si bien las quemaduras de baja intensidad pueden haber causado el calentamiento de las células del cambium hasta alcanzar temperaturas casi letales, las temperaturas del cambium y la duración de la exposición a temperaturas letales fueron consistentemente menores para las quemaduras de baja intensidad que para las de alta (Anexo 2), por lo tanto los dos tratamientos representan, efectivamente, distintas intensidades de calentamiento.

C. Respuesta a las Lesiones - Exudaciones y Actividad de Hongos e Insectos

Una cantidad variable de savia fluyó de las lesiones de todas las especies, exceptuando *Aspidosperma* (Cuadro 3; Figura 2). En general, las heridas mecánicas produjeron flujo de savia, mas no así las causadas por el fuego, pues en la mayoría de los casos éstas no perforaron la corteza (Cuadros 3 y 4). En las quemaduras de alta intensidad, la presencia de lesiones de presión y rajaduras radiales fue bastante común.

A los 60 días de haberse producido las lesiones, varias especies mostraban larvas de insectos en las perforaciones causadas por heridas mecánicas. *Anadenanthera* y *Astronium* presentaban la mayor actividad de insectos en las heridas. Pasados los 60 días, todas las especies mostraban mayor actividad de insectos en las lesiones causadas por quemaduras de alta intensidad que en las producidas por quemaduras de baja intensidad o heridas mecánicas (Cuadro 4).

Cuadro 2. Propiedades físicas de la corteza de las doce especies estudiadas. Se presentan los valores medios (N). Las categorías de textura de la corteza se basan en Junikka (1994).

Especie	Espesor de la corteza (mm)	Contenido de humedad (%)	Gravedad específica (g cm ⁻³)	Textura de la corteza
<i>A. colubrina</i>	15.1	42	0.55	Mayormente lisa con fisuras poco profundas
<i>A. macrocarpon</i>	23.3	31	0.35	Corteza externa corchosa, con fisuras profundas, acanalada, con protuberancias y espesor variable
<i>A. urundeuva</i>	28.0	22	0.59	Profundamente fisurada y con placas
<i>C. pluviosa</i>	8.0	25	0.64	Mayormente lisa con pequeñas escamas
<i>C. samauma</i>	15.1	54	0.40	Ligeramente fisurada, con escamas
<i>C. microchaete</i>	9.0	45	0.51	Escamosa
<i>E. cf. roseorum</i>	21.3	67	0.25	Lisa, de espesor variable y con protuberancias
<i>M. scleroxylon</i>	5.3	45	0.45	Lisa con escamas curvadas hacia arriba
<i>P. heterophylla</i>	11.8	35	0.66	Lisa en general a ligeramente surcada cerca de la base
<i>A. cardenasii</i>	6.3	38	0.40	Escamosa con ligeras fisuras y escamas sueltas
<i>S. mombin</i>	25.9	61	.030	Placas ligeramente fisuradas
<i>T. impetiginosa</i>	17.9	35	0.45	Profundamente fisurada

La mayor evidencia de invasión por microorganismos se registró en *Astronium*, *Centrolobium* y *Anandenanthera*. Se observó actividad en la mayoría de las lesiones mecánicas y térmicas de alta intensidad a los 60 días de producirse éstas. La mayor actividad en lesiones mecánicas se registró para *Anadenanthera*.

D. Respuesta a las Lesiones - Decoloración General de Tejidos a los 60 días

Los patrones de manchado de los tejidos fueron, en general, consistentes (Figura 3; Anexo 3). Las lesiones decoloradas se mostraban rodeadas por tejido xilemático ligeramente manchado y una línea delgada que demarcaba toda el área de decoloración, la cual correspondía con la peridermis de la lesión, al observarse con un aumento de 125x.

La profundidad de la decoloración de la madera varió entre especies ($F=2.77$, $df=5$, 24, $P=0.04$) y tipos de lesión ($F=6.64$, $df=2$, 48, $P=0.003$), además de existir una considerable interacción entre especies y tipos de herida ($F=4.97$, $df=10$, 48, $P<0.001$). Las quemaduras de baja intensidad mostraron la menor cantidad de decoloración, las de alta la mayor, y las lesiones mecánicas intermedia (Cuadro 5).

En las quemaduras de baja intensidad, la profundidad de la decoloración de la madera fue mayor para *Machaerium* y *Acosmium* que para las cuatro especies restantes, que mostraron muy poca o ninguna. En cuanto a lesiones mecánicas, *Anandenanthera* presentaba mayor decoloración de la madera que todas las demás especies y *Astronium* mostraba la menor. En lo que se refiere a las quemaduras de alta intensidad, no hubieron diferencias significativas entre especies, quizás debido a la gran variabilidad dentro de éstas. No obstante, todos los árboles mostraron cierta decoloración en las lesiones causadas por quemaduras de alta intensidad, aún los árboles que registraron una profundidad de decoloración de 0, presentaban estrías o manchas en el tejido xilemático alrededor de las heridas.

Los casos en que la profundidad de decoloración de una lesión particular varió considerablemente del valor medio para la especie, generalmente fueron producto de ocupación de la herida por insectos y/o niveles altos de actividad micótica. Los valores extremadamente bajos de decoloración podrían deberse a la oclusión de las lesiones mediante exudaciones de la madera.

E. Análisis Histoquímico

La formación de una peridermis en las lesiones se hizo evidente en seis especies, transcurrido el período de 60 días posterior a los daños (Anexo 4), si bien la tasa de formación varió, al igual que el espesor de la peridermis y la zona lignosuberizada (Figuras 4 y 5). En general, hubo una gran variabilidad en el espesor de la lignosuberización en la zona límite y el número de capas celulares vinculadas con la peridermis de la lesión.

Cuadro 3. Características de las exudaciones (ej. savia) vinculadas con las lesiones causadas en seis especies arbóreas.

Especie	Tipo de exudación	Comportamiento de la exudación	Comentarios
<i>A. macrocarpon</i> <i>A. macrocarpa</i>	Ninguno Savia resinosa de color amarillo claro, relativamente viscosa	Fluye lentamente, la resina cubrió y selló las lesiones en 3 a 5 días	La savia atrae algunos insectos, se forma una púa característica de resina endurecida debajo de las lesiones
<i>A. urundeuva</i>	Savia viscosa, gomosa, translúcida y blanca	Se exudó una gran cantidad de savia inmediatamente después de causarse las lesiones; la mayoría de éstas fueron selladas totalmente, con el tiempo, por la savia	La savia atrae muchos insectos, especialmente abejas sin aguijón
<i>C. microchaete</i>	Savia espesa, roja y pegajosa	Las lesiones se cubrieron en pocos minutos; en 4 días quedaron selladas por la resina endurecida	La savia no es especialmente atractiva para los insectos
<i>M. scleroxylon</i>	Savia espesa, de color rojo oscuro y viscosa	Subió lentamente a la superficie de las lesiones, varias horas después de producirse éstas; en 4 días se formó una cobertura endurecida sobre las lesiones	La savia no es claramente atractiva para los insectos
<i>P. procera</i>	Exudación rala, de color rojo claro y gomosa	Se endureció a las 3 a 4 horas después de producirse las lesiones	No se observó atracción de insectos

Cuadro 4. Evaluación cualitativa de la actividad de insectos y microbios a los 60 días de producirse los tres tipos de lesiones de corteza. Las lesiones mecánicas se causaron mediante una broca, las quemaduras de baja intensidad implicaron el calentamiento del cambium hasta alcanzar los 45EC, las quemaduras de alta intensidad implicaron el calentamiento del cambium hasta alcanzar los 100EC. Se evaluaron cinco árboles para cada especie. Se asignó una calificación de 0 a 3 a la actividad de insectos y microbios, abarcando desde ninguna (0) hasta gran (3) actividad. En el cuadro se presenta la suma de la calificación de los cinco árboles por especie (calificación máxima posible = 15), junto la calificación media entre paréntesis.

Actividad de insectos

Nombre científico	Tipo de lesión		
	Mecánica	Quemadura de baja intensidad	Quemadura de alta intensidad
<i>Machaerium scleroxylon</i>	2 (0)	1 (0)	7 (1)
<i>Astronium urundeuva</i>	4 (0.5)	5 (0)	4 (1)
<i>Centrolobium microchaete</i>	0 (0)	2 (0)	4 (1)
<i>Acosmium cardenasii</i>	1 (0)	2 (0)	8 (1)
<i>Anadenanthera colubrina</i>	7 (1)	2 (0)	8 (1)
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	3 (1)	1 (0)	4 (1)

Actividad de microbios

Nombre científico	Tipo de lesión		
	Mecánica	Quemadura de baja intensidad	Quemadura de alta intensidad
<i>Machaerium scleroxylon</i>	6 (1)	1 (0)	11 (3)
<i>Astronium urundeuva</i>	14 (3)	3 (0)	5 (1)
<i>Centrolobium microchaete</i>	11 (2)	5 (0)	6 (2)
<i>Acosmium cardenasii</i>	7 (1)	4 (0)	7 (1)
<i>Anadenanthera colubrina</i>	11 (2)	2 (0)	5 (1)
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	3 (1)	0 (0)	6 (1)

Cuadro 5. Media de profundidad (# de células de espesor) de la decoloración en la madera vinculada con tres tipos de lesiones en la corteza de 6 especies arbóreas. El espesor de la corteza se representa en milímetros.

Especie	Espesor de la corteza	Lesión mecánica	Quemadura de baja intensidad	Quemadura de alta intensidad
<i>A. colubrina</i>	15.1	12	0	0.5
<i>A. macrocarpon</i>	23.3	1	0	13
<i>A. urundeuva</i>	28.0	0.5	0	8.5
<i>C. microchaete</i>	9.0	1	0	2
<i>M. scleroxylon</i>	5.3	1.6	4.2	7
<i>A. cardenasii</i>	6.3	2	4.1	8

Con relación a las otras especies, *Machaerium*, *Acosmium* y *Anadenanthera* formaron una peridermis distinguible en las lesiones, formándose una zona lignosuberizada con mayor rapidez después de producirse las heridas (hasta el día 15). Hasta el día 30, el espesor de la peridermis de las lesiones era similar para todas las especies, excepto *Aspidosperma*, con una zona de lignosuberización mayor para *Machaerium*, *Acosmium*, *Astronium* y *Anadenanthera* que para *Centrolobium*. El día 60, no se observaban diferencias entre especies, sin embargo ambas variables mostraron una gran variación.

F. Relación entre Propiedades Físicas de la Corteza y Respuesta a las Lesiones

El espesor de la corteza mostró una marcada correlación negativa con la profundidad de la decoloración en las quemaduras de baja intensidad y con el espesor de la peridermis de las lesiones (Cuadro 6). La gravedad específica y el contenido de humedad de la corteza no estaban correlacionados con ninguna de las variables de respuesta. No se estableció ninguna correlación entre el espesor de la corteza y la profundidad de la decoloración en las lesiones mecánicas y las quemaduras de alta intensidad.

El espesor de la peridermis de las lesiones mostró una marcada correlación positiva con la profundidad de la decoloración en las heridas mecánicas y quemaduras de baja intensidad, lo que sugiere, tal vez, que las peridermis de mayor espesor no eran necesariamente efectivas para detener la decoloración de la madera. La falta de relación entre el espesor de la zona lignosuberizada y la profundidad de la decoloración sugiere, también, que podrían existir otras variables más importantes para la decoloración.

Cuadro 6. Relaciones entre características de la corteza y variables referentes a la respuesta a lesiones. En todos los casos, , N = 6 especies. Se presentan coeficientes de categoría de Spearman (el valor de P se indica entre paréntesis). Sólo se presentan las correlaciones significativas con un valor de alfa = 0.10. En el análisis se usaron el espesor medio de la corteza, la gravedad específica y el porcentaje de contenido de humedad de las especies (N = 15). La profundidad de la decoloración se midió en cinco árboles a los 60 días de producirse las lesiones. Las lesiones mecánicas se realizaron con un broca, las quemaduras de alta y baja intensidad se efectuaron mediante un soplete, simulando lesiones causadas por incendios, las quemaduras de baja intensidad subieron la temperatura del cambium hasta aproximadamente 45EC y las quemaduras de alta intensidad hasta alrededor de 100EC. El espesor de la peridermis de las lesiones y la zona-límite ligno-suberizada se midieron en 5 campos de cinco muestras de cada un de los 5 árboles estudiados por especie.

Variabes	Espesor de la corteza	Gravedad específica	% de contenido de humedad	Profundidad de decoloración (heridas mecánicas)	Profundidad de decoloración (quemaduras de baja intensidad)	Profundidad de decoloración (quemaduras de alta intensidad)	Peridermis de la lesión (# de células de espesor)	Zona ligno-suberizada (# de células de espesor)
Espesor de la corteza								
Gravedad específica								
% de contenido de humedad	-0.78 (0.07)							
Profundidad de decoloración (heridas mecánicas)								
Profundidad de decoloración (quemaduras de baja intensidad)	-0.85 (0.03)							
Profundidad de decoloración (quemaduras de alta intensidad)								
Peridermis de la lesión (# de células de espesor)	-0.77 (0.07)			0.81 (0.05)	0.78 (0.07)			
Zona ligno-suberizada (# de células de espesor)								

SECCION V

DISCUSION

Las respuestas de corto plazo a las lesiones en las seis especies estudiadas variaron según el tipo y la gravedad de la herida. Las lesiones graves presentaron mayor decoloración y necrosis celular en la corteza que las lesiones de menor gravedad. Al parecer, la exposición del cambium vascular es importante para determinar la respuesta de los árboles, debido a que la exudación de savia está relacionada con ésta. Tal como se ha determinado en las especies de la familia Pinaceae (Gibbs 1968), estas exudaciones podrían proveer una barrera física o química contra los organismos que intentan colonizar la madera expuesta o los tejidos de la corteza, especialmente si son de tipo resinoso.

Las seis especies variaron considerablemente en cuanto a sus respuestas a las lesiones. Las especies de corteza delgada, *Machaerium* y *Acosmium*, formaron una distintiva zona-límite suberizada apenas transcurridos 15 días de producirse las lesiones, mientras que el resto de las especies mostraron niveles similares de desarrollo de dicha zona a los 30 ó 60 días. La rapidez con que una especie es capaz de cerrar efectivamente las heridas constituye un factor importante para limitar su exposición a microbios patógenos (Biggs 1992, Woodward 1992). La velocidad de formación de zonas-límite en la corteza y de desarrollo de zonas de reacción en la madera será afectada, posiblemente, por varios factores, entre los que se incluyen el componente genético, la salud de cada árbol y las condiciones estacionales y ambientales, con las respectivas implicaciones en cuanto al acceso a recursos y crecimiento.

Sorprendentemente, la formación precoz de zonas-límite en las lesiones no está vinculada con una menor decoloración de la madera en las heridas. Por el contrario, los datos sugieren una correlación positiva, en la que las peridermis gruesas de las lesiones están relacionadas con una mayor cantidad de decoloración. Este resultado refleja respuestas específicas de las especies a nivel celular. Por ejemplo, ciertas especies tales como *Machaerium* y *Acosmium*, muestran una alta actividad celular asociada con la formación de compartimientos en los daños al fuste, lo que causa una gran decoloración de la madera. Será necesario realizar mayores investigaciones para determinar si la zona-límite formada por estas especies será efectiva para controlar el acceso de microbios a los tejidos de la madera y la corteza. Los estudios anteriormente realizados tanto en árboles forestales como frutales sugieren que la zona-límite y el espesor de la peridermis de las lesiones están correlacionados con la resistencia a patógenos causantes de canchales. Las peridermis más delgadas son características de especies que muestran mayor susceptibilidad a canchales causados por *Seiridium cardinale* en *Cupressus sempervirens* (Pochet y Andreoli 1989; Spanos *et al.* 1999) y *Leucostoma* spp. en *Prunus persica* (Biggs 1986b).

También se evidenciaron diferencias entre especies en cuanto a la actividad micótica en las heridas. Esta variabilidad podría estar vinculada con propiedades intrínsecas (ej. características de los tejidos, defensas químicas) o factores extrínsecos (ej. proximidad a esporas micóticas). La actividad de insectos en las lesiones parece ser más accidental y no muestra diferencias obvias en cuanto a frecuencia entre las distintas especies de árboles. La colonización de las lesiones por hongos o insectos durante el período de observación de 60 días estuvo vinculada, en general, con una mayor decoloración de la madera, la cual fue considerablemente

menor en los árboles que no mostraban evidencia de dicha actividad.

La relación inversa entre espesor de la corteza y decoloración de la madera, en las quemaduras de baja intensidad, sugiere que la protección contra altas temperaturas que la corteza brinda a los árboles podría ser importante para reducir el grado de respuesta celular al calentamiento. La falta de vinculación entre el espesor de la corteza y el daño causado por quemaduras de alta intensidad podría deberse a que éstas dañan la corteza hasta el punto en que esta última no ofrece protección efectiva. La corteza externa a menudo fue incinerada durante el tratamiento y la consiguiente deshidratación y el agrietamiento causaron su separación del cambium.

Los tres tipos de lesiones utilizadas en el presente estudio tenían el propósito de simular las clases de daños al fuste que se producen comúnmente en los bosques tropicales. Si bien dichas lesiones fueron aplicadas artificialmente, las respuestas registradas en la corteza brindan información sobre las diferencias y la variabilidad de respuesta de las especies en relación con las distintas clases de daño. Los diferentes tipos de lesión causaron distintos cambios físicos y químicos en los tejidos de la corteza y madera. Estas diferencias posiblemente tendrán implicaciones en los procesos de sucesión microbiana en los mencionados tejidos. En efecto, en trabajos efectuados con la especie *Acer saccharum* se han documentado diferencias en la composición y abundancia de la microflora, relacionadas con el tipo y la gravedad de las lesiones (Basham 1978).

En conclusión, las seis especies estudiadas en el bosque estacionalmente seco de Amazonic demuestran distintas respuestas a las lesiones. La respuesta de los árboles a las lesiones causadas por el fuego difiere de la respuesta a las lesiones mecánicas y está marcadamente afectada por la intensidad del calentamiento del cambium y la exposición de los tejidos de éste. Las especies que se podrían caracterizar como vulnerables al fuego, sobre la base de la relativa delgadez de su corteza, muestran una rápida compartimentación de las lesiones. Por el contrario, las especies que podrían caracterizarse como resistentes al fuego, por su corteza característicamente gruesa y corchosa, pueden ser muy vulnerables a la invasión de patógenos una vez que éstos penetran su corteza. Una mayor investigación para analizar la relación entre la formación de zonas-límite y el ataque de microbios podrían aclarar las implicaciones de ésta en cuanto a la reducción de calidad de la madera, como resultado de los incendios y el daño que se produce durante el aprovechamiento.

SECCION VI
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Basham, J.T.** 1978. Early sugar maple stem discolouration and microorganism invasion in simulated wounds of felling and fire scars. *Phytopathology* 68: 1693-1699.
- Bellido, J. I.** 1996. *Estudio de suelos en dos áreas de acción forestal zona Lomerío*. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Berry, H.F.** 1969. Decay in upland oak stands of Kentucky. U.S. Forest Service Research Paper NE 126, 1-16.
- Biggs, A.R.** 1984a. Intracellular suberin: occurrence and detection in tree bark. *IAWA Bulletin* 5: 243-248.
- Biggs, A.R.** 1985a. Detection of impervious tissue in tree bark with selective histochemistry and fluorescence microscopy. *Stain Technology* 60: 299-304.
- Biggs, A.R.** 1985b. Suberized boundary zones and the chronology of wound response in tree bark. *Phytopathology* 75: 1191-1195.
- Biggs, A.R.** 1986c. Phellogen regeneration in injured peach tree bark. *Ann. Bot.* 57: 463-470.
- Biggs, A.R. & C.A. Peterson.** 1990. Effects of chemicals applied to peach bark wounds on accumulation of lignin and suberin and susceptibility to *Leucostoma persoonii*. *Phytopathology* 80: 861-865.
- Biggs, A.R.** 1992. Anatomical and Physiological Responses of Bark Tissues to Mechanical Injury. In: *Defense Mechanisms of Woody Plants Against Fungi*. Ed. by Blanchette R. A.: Biggs A.R. Berlin: Springer-Verlag. pp.13-40.
- Bramble, W.C.** 1934. Reaction of chestnut bark to invasion by *Endothia parasitica*. *American Journal of Botany* 23: 89-95.
- Butin, H.** 1955. The influence of moisture content of Poplar with regard to resistance to *Cytospora chrysosperma* (Pers.) Fr. *Phytopathology Z* 24:245-264.
- Craighead, F. C.** 1927. Abnormalities in annual rings resulting from forest fires. *Journal of Forestry* 25: 840-842.
- Fredericksen, T.S.** 1998. Limitations of low-intensity selection and selective logging for sustainable forestry. *Commonwealth Forestry Review* 77(4): 262-266.

- Gibbs, J.N.** 1968. Resin and the resistance of conifers to *Fomes annosus*. *Ann. bot.* 32: 649-665.
- Gutsell, S.L. & E.A. Johnson.** 1996. How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. *Canadian Journal of Forest Research.* 26: 166-174.
- Hare, R.C.** 1965a. Bark surface and cambium temperatures in simulated forest fires. *Journal of Forestry* 63: 437-440.
- Hare, R.C.** 1965b. Contribution of bark to fire resistance of southern trees. *Journal of Forestry* 63: 248-251.
- Hengst, G. E. & J. O. Dawson.** 1993. Bark properties and fire resistance of selected species from the central hardwood region of North America. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 688-696.
- Janzen, D.H.** 1988b. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical garden* 75:105-116.
- Johnson, E.A.** 1992. *Fire and Vegetation Dynamics: studies from the North American boreal forest*, pp.127. Cambridge University Press, Cambridge.
- Junikka, L.** 1994. Survey of English macroscopic bark terminology. *IAWA Journal* 15:3-45.
- Killeen, T. , B.T. Louman & T. Grimwood.** 1990. *La ecología paisajista de la región de Concepción y Lomerío en la Provincia de Ñuflo de Chávez, Santa Cruz, Bolivia.* *Ecología en Bolivia* 16:1-45.
- Krahmer, H.** 1980. Wound reactions of apple trees and their influence on infections with *Nectria galligena*. *Journal of Plant Disease Protection* 87: 97-112.
- Leach, R.** 1998. Implications of changing the minimum harvesting diameter (MHD) for *Machaerium scleroxylon* in a seasonally dry tropical forest of Bolivia. M.S. Thesis. University of Aberdeen, Aberdeen, Scotland.
- Martin, R.E.** 1963. Thermal properties of bark. *Forest products Journal* 3: 419-426.
- Mullick, D.B.** 1977. The non-specific nature of defense in bark and wood during wounding, insect and pathogen attack. *Recent Advances in Phytochemistry* 11:395-442.
- Murphy, P.G. & A.E.Lugo.** 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Pariona Arias, W.** 1998. Forest management plan for Amazonic, Santa Rosita and San Alejandro. Amazonic Sustainable Enterprises, Santa Cruz.

- Pinard, M.A., F.E. Putz, J. Tay, & T.E. Sullivan.** 1995. Creating Timber Harvest Guidelines for a Reduced-Impact Logging Project in Malaysia. *Journal of Forestry* 93:(10) 41-45.
- Pinard, M.A. & J. Huffman.** 1997. Fire resistance and bark properties in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology.* 13(5):727-740.
- Pinard, M.A., F.E. Putz, & J.C. Licona.** In press. Tree Mortality and Vine Proliferation Following a Wildfire in a Subhumid Tropical forest in Eastern Bolivia. *Forest Ecology and Management.*
- Prado, D.E. & P.E. Gibbs.** 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-926.
- Reifsnyder, W.E., L.P. Herrington, & K.W. Spalt.** 1967. Thermophysical properties of bark of shortleaf, longleaf, and red pine. Yale School of Forestry, Bulletin No. 70. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Risbeth, J.** 1972. Resistance to fungal pathogens of tree roots. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 181:333-351.
- Selby, M.J.** 1993. Hillslope Materials and Processes, second edition.,451pp. Oxford University Press, Oxford.
- Shain, L.** 1967. Resistance of sapwood in stems of loblolly pine to infection by fomes annosus. *Phytopathology* 57: 1034-1045.
- Shigo, A.L.** 1984. Compartmentalization. A conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Annual Review of Phytopathology* 22: 189-214.
- Shortle, W.C.** 1979. Mechanisms of compartmentalization of decay in living trees. *Phytopathology* 69: 410-413.
- Soo, B.V. L.** 1977. General occurrence of exophylactic and necrophyllactic periderms and nonsuberized impervious tissues in woody plants. PhD Thesis, University of British Columbia, Canada.
- Spalt, K.W. & W.E. Reifsnyder.** 1962. Bark characteristics and fire resistance: a literature survey. U.S. Forest Service Southern Forest Experiment Station Occasional Paper 193, 19 pp.
- Turton, S.M. & H.J. Freiburger.** 1997. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, Northeastern Australia. Pages 45-54 in Laurence, W.F. and R. O. Bierregaard, Jr. (eds.), *Tropical Forest Remnants.* University of Chicago Press, London.

- Uhl, C. & I.C.G. Vieira.** 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas region of the state of Para. *Biotropica* 21: 98-106.
- Uhl, C., R. Buschbacher, & E.A.S. Serrao.** 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76:663-681.
- Uhl, C. & J.B. Kauffman.** 1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology* 71: 436-449.
- Unzueta, O.** 1975. *Memoria Explicativa del Mapa Ecológico de Bolivia*. MACA. La Paz, Bolivia.
- Vines, R.G.** 1968. Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Australian Journal of Botany* 16: 499-514.
- Waring, R.H.** 1987. Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience* 37: 569-574.
- Woodward, S. & S. Pocock.** 1996. Formation of the ligno-suberized barrier zone and wound periderm in four species of European broad-leaved trees. *European Journal of Forest Pathology* 26: 97-105.
- Woodward, S. & R.B. Pearce.** 1988a. The role of stilbenes in the resistance of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) to entry of fungal pathogens. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 33: 127-149.
- Woodward, S.** 1992. Responses of gymnosperm bark tissues to fungal infections. In: *Defense Mechanisms of Woody Plants Against Fungi*. Ed. by Blanchette R. A.: Biggs A.R. Berlin: Springer-Verlag. pp.62-75.

Anexo 1 Datos descriptivos de los árboles utilizados en el experimento de lesiones

Especie	Código del árbol	dap	Orientación de la herida	Condiciones de iluminación	Condición del árbol	Actividad de insectos	Actividad micótica	Comentarios
<i>A. urundeuva</i>	A2	41	Norte	A1	A2	0	2	se encontró exudación en las lesiones mecánicas pero no en las quemaduras
	A15	38	Norte	A2	A1	0	3	igual al anterior
	B4	50	Oeste	A2	A2	1	3	igual al anterior
	B1	56	Norte	A2	A1	1	3	seis especies de insectos se alimentan de las exudaciones de las lesiones mecánicas, ausentes de las quemaduras
	B32	62	Norte	A1	A1	2	3	igual al anterior, pero sin exudación en las quemaduras
<i>A. macrocarpa</i>	B25	25	Sur	A1	A3	3	3	pequeña cantidad de exudación, todas las lesiones mecánicas habitadas por una especie desconocida de avispa, árbol cercano al agua
	A27	42	Sur	A1	B1	3	1	dos lesiones mecánicas cubiertas por exudación endurecida, dos habitadas por insectos
	B11	20	Norte	A2	A1	0	2	igual al anterior
	B7	38	Norte	A1	A1	1	3	pequeña cantidad de exudación, cicatrices leves causadas por el fuego
<i>A. colubrina</i>	A21	32	Norte	A2	A1	0	2	igual al anterior
	A14	50	Norte	A1	A1	1	0	igual al anterior
	B34	27	Norte	A1	B2	1	1	cicatrices de incendios anteriores, una de las lesiones mecánicas habitada por una especie desconocida de avispa
	B12	50	Norte	A1	A1	0	1	cicatrices de incendios anteriores, sin exudación
	B33	17	Norte	A1	B2	1	1	igual al anterior
	A9	50	Norte	A1	A1	0	0	grandes cantidades de exudación en todas las lesiones
<i>M. scleroxylon</i>	B24	44	Norte	A2	A2	0	1	sin exudación, se observó actividad de una especie desconocida de hormiga en las lesiones mecánicas
	A26	58	Norte	B1	A1	0	2	exudación en las lesiones mecánicas, mas no en las quemaduras
	A48	36	Norte	A3	A2	1	1	igual al anterior y dos perforaciones del taladro habitadas por insectos
	A32	31	Norte	A1	A1	0	1	igual al anterior
	A31	52	Norte	A2	A2	0	1	exudación en las heridas mecánicas, mas no en las quemaduras
<i>C. microchaete</i>	A11	35	Norte	A2	A1	0	2	cicatrices de incendios anteriores
	B31	40	Norte	A1	A1	0	3	igual al anterior
	B30	30	Norte	A1	A1	0	3	varias especies de abejas sin aguijón se alimentan de la exudación
	B2	21	Norte	A3	B3	0	2	exudación en las heridas mecánicas, mas no en las quemaduras
<i>A. cardenasii</i>	A22	38	Norte	A2	B1	0	1	igual al anterior
	B21	35	Norte	A2	A2	0	2	ninguno
	B29	33	Norte	A1	B3	0	0.5	se determinó, posteriormente que el árbol estaba muriendo
	A1	66	Norte	A1	A1	0	1	corteza extremadamente gruesa, aún para la especie
	A8	38	Norte	A3	A1	0	1	pequeña cantidad de exudación, pero distribuida uniformemente sólo en las lesiones mecánicas
	B18	37	Norte	A3	A2	1	2	ninguno

Anexo 2 B Temperaturas y tiempos para dos intensidades de quemadura

Código del árbol	Especies	dap (cm)	Quemadura de baja intensidad (calentamiento del cambium)			Quemadura de alta intensidad (muerte del cambium)			
			Temp. del cambium (EC)	Temp. superficial (EC)	Tiempo a 40EC (seg.)	Temp. del cambium (EC)	Temp. superficial (EC)	Tiempo a 40EC (seg.)	Tiempo para muerte del cambium
B12	Jichituriqui	50	46	322	60	100	592	66	1200
B11	Curupaú b.	20	42	347	40	100	211	60	150
B24	Morado	44	48	188	35	101	362	53	185
B21	Tasaá	35	53	178	55	105	373	180	660
B18	Tasaá	37	44.3	172	60	102	380	45	570
B25	Curupaú b.	25	47.6	219	160	99	241	90	500
B30	Tarara a.	30	43.3	232	55	101	259	120	560
B1	Cuchi	56	46	300	382	83	368	290	1210
B2	Tarara a.	21	46	122	108	100	353	92	486
B7	Curupaú	38	49	202	142	100	387	108	138
B29	Tasaá	33	43	126	75	102	283	75	240
B31	Tarara a.	40	51.7	198	135	98	400	195	490
B32	Cuchi	62	41.9	150	360	100	351	510	1080
B34	Jichituriqui	27	50	490	219	100	620	90	322
B33	Jichituriqui	17	43	320	149	101	560	78	390
B4	Cuchi	50	42.3	195	45	100	333	42	495
A2	Cuchi	41	40	176	135	118	638	167	484
A15	Cuchi	38	54	348	154	112	434	246	857
A14	Jichituriqui	50	40	385	252	80.4	591	240	1080
A11	Tarara a.	35	45	164	89	100	322	66	183
A9	Jichituriqui	50	55	360	301	76	210	488	1200
A1	Tasaá	66	53	308	41	100	312	58	247
A18	Tasaá	38	44	246	60	100	420	89	197
A21	Curupaú b.	32	40.2	256	46	99	285	32	116
A22	Tarara a.	38	49	212	75	96.5	327	62	228
A26	Morado	58	52.6	244	52	98	272	47	187
A27	Curupaú b.	42	48	218	36	92	338	33	129
A31	Morado	52	53.1	331	50	98	326	43	144
A32	Morado	31	53	216	38	100	372	40	179
A48	Morado	36	51.9	140	28	96.1	361	40	144

Anexo3. Profundidad de la decoloración de la madera y color de las lesiones y tejido circundante en tres tipos de lesión.

Código del Arbol	Especie	Decoloración en lesiones mecánicas a los 60 días			
		Profundidad máx. (mm)	Color de la lesión	Color del tejido (xilema)	Comentarios
A1	Tasaá	2	negro	verde gris	
A11	Tarara amarilla	1.5	rojo negruzco	rojo	
A14	Jichituriqui	1	café	café	
A15	Cuchi	0.5	negro	negro y amarillo	
A2	Cuchi	x	X	x	orificio cerrado y oscurecido
A21	Curupaú blanco	20	rojo negruzco	café-rosado	gran cantidad de hongos debajo de la peridermis, es posible que la decoloración se produzca en mayor grado en la madera joven, de color café amarmolado, que en la madera vieja de color café.
A22	Tarara amarilla	1	rojo negruzco	rojo	
A26	Morado	2	café oscuro	rojo negruzco	
A27	Curupaú blanco	35	rojo oscuro	rosado	
A31	Morado	21	gris oscuro	mancha gris	
A32	Morado	1	café	café	
A48	Morado	1	negro	rojo	
A8	Tasaá	7	rojo	rojo	
A9	Jichituriqui	3	café claro	mancha negra	
B1	Cuchi	0.5	negro	negro y amarillo	
B11	Curupaú blanco	12	rojo negruzco	rosado	
B12	Jichituriqui	0	ninguno	ninguno	
B18	Tasaá	1	rojo negruzco	rojo grisáceo	entrada de la lesión parcialmente cerrada
B2	Tarara amarilla	1	café negruzco	gris	
B21	Tasaá	1.9	café rojizo	gris	
B24	Morado	1.6	café	rojo	
B25	Curupaú blanco	9	rojo negruzco	rosado	lesión habitada por una especie desconocida de avispa
B29	Tasaá	13	negro	gris	
B30	Tarara amarilla	1	rojo negruzco	puntos rojos	
B31	Tarara amarilla	0.5	rojo negruzco	negro	
B32	Cuchi	0.5	negro	negro y amarillo	
B33	Jichituriqui	5.6	café claro	rosado claro	nido de especie desconocida de hormiga
B34	Jichituriqui	4.5	café claro	rosado claro	la corteza se contrajo, sin decoloración, sin embargo se observa punto de entrada de patógeno
B4	Cuchi	0.4	negro	negro y amarillo	
B7	Curupaú blanco	9	rojo negruzco	rojo negruzco	

del árbol Código del árbol	Especies	Quemaduras de alta intensidad - decoloración a los 60 días				
		Profundidad max. (mm)	Dimensiones (cm)	Descripción	Actividad de hongos	Actividad de insectos
A1	Tasaá	6	17.5x14	Manchas de color café oscuro y rosado hasta 6 mm de profundidad, seguidas por un línea de demarcación de 1.5 mm espesor	3	3
A11	Tarara amarilla	2	17.5x14	una sola línea de color café y de 2 mm de espesor	0	0
A14	Jichituriqui	2.5	17.5x14	línea de color café grisáceo y de 3 mm, no distribuida uniformemente sino en áreas donde la corteza es delgada	2	1
A15	Cuchi	14	17.5x14	línea negra-grisácea a los 14 mm y en la zona entre ésta y el cambium se encontraron vetas negras de decoloración y zonas grises, bien definidas, correspondientes con las áreas de corteza delgada	1	0
A2	Cuchi	16	17.5x14	mancha gris hasta una profundidad 16 mm, demarcada por una banda amarilla de 1.5 - 2 mm de espesor. Gran cantidad de actividad micótica en la superficie de la corteza interna, donde se formaron cavidades (entre la corteza y la madera). El cuchi presente fisuras profundas, debajo de las cuales se encontró la mayoría de la decoloración	3	1
A21	Curupaú blanco	0.5	17.5x14	línea muy delgada y de color café donde murió el cambium	0	1
A22	Tarara amarilla	0.6	17.5x14	decoloración de color café muy oscuro en algunas áreas, demarcada por un línea de 2 mm de cambium muerto, la decoloración se hace más clara a mayor profundidad, se extrajo la corteza externa revelando la corteza interna escamada blanca, con gran cantidad de cicatrices causadas por el fuego	2	1
A26	Morado	9.5	17.5x14	las áreas donde se contrajo la corteza se decoloraron hasta alcanzar un tono café-crema y quedaron demarcadas por una línea ondulada de color café	3	1
A27	Curupaú blanco	0.6	17.5x14	debajo de la corteza contraída se encontró decoloración de color café oscuro y la corteza interna cambió de color	1	1
A31	Morado	6.3	17.5x14	las áreas donde se contrajo la corteza se decoloraron hasta alcanzar un tono café-crema y quedaron demarcadas por una línea ondulada de color café	3	1
A32	Morado	2.7	17.5x14	a los 9.4 mm de profundidad se encontró una línea de demarcación de color negro grisáceo, también se encontraron tres tipos de larva consumiendo el tejido de la corteza	3	3
A48	Morado	8.8	17.5x14	decoloración de color café muy claro, demarcada por una delgada línea de color café, bien definida. En las áreas donde se levantó la corteza mostraban coloración amarillo-grisácea y estaban cubiertas por hongos grises	2	1

Código del árbol	Especies	Quemaduras de alta intensidad - decoloración a los 60 días				
		Profundidad max. (mm)	Dimensiones (cm)	Descripción	Actividad de hongos	Actividad de insectos
A8	Tasaá	6.2	17.5x14	decoloración de color café claro, demarcada por una línea ligeramente más oscura	1	1
A9	Jichituriqui	21	7.5 x 1	decoloración sólo en áreas de corteza delgada, este individuo tenía corteza gruesa. A lo largo de una transecta de 15 cm del área, se encontró una superficie de 1 x 1 cm de decoloración	0	1
B1	Cuchi	8.5	17.5x14	decoloración gris ondulada sólo en áreas de corteza delgada	1	1
B11	Curupaú blanco	4.2	17.5x14	manchas de color rosado-grisáceo demarcada por una delgada línea gris, hongo blanco	1	2
B12	Jichituriqui	4.2	17.5x14	se produjo decoloración en las partes donde se contrajo la corteza, y ésta se presentó menos densa y se desintegró	0	0
B18	Tasaá	14	17.5x14	líneas de color café oscuro en el cambium y tejido café claro/café grisáceo extendiéndose hacia abajo. La necrosis del dejido termina después de una línea demarcatoria de color café de 0.4 mm	0	1
B2	Tarara amarilla	4.5	17.5x14	estriado de color negro en el punto de espesor mínimo de la corteza	0	1
B21	Tasaá	14	17.5x14	Amarca de agua® de color café claro, demarcada por una delgada línea gris	3	2
B24	Morado	7	17.5x14	decoloración café clara a gris, demarcada por una línea gris de 0.5 mm de espesor	0	1
B25	Curupaú blanco	5.5	17.5x14	gris oscura sin demarcación, cambium infiltrado por hongo negro en polvo, abundancia de insectos horadadores de la madera.	3	3
B29	Tasaá	8	17.5x14	café clara a gris, demarcada por una línea gris de 0.5mm de espesor	0	1
B30	Tarara amarilla	0.9	17.5x14	los tejidos de la madera en el perímetro de la lesión se presentan de color café oscuro, hongos verdes y rojos	2	1
B31	Tarara amarilla	4.5	17.5x14	decoloración café-amarillenta, demarcada por un delgada línea roja	2	1
B32	Cuchi	2.2	17.5x14	línea negra de 2.2 mm en el punto de necrosis del cambium, tejidos de la mdera estriados con delgadas líneas amarillas en áreas de corteza delgada	0	0
B33	Jichituriqui	13	17.5x14	a 10-13 mm de profundidad se encontró una línea de decoloración de 3-4 mm de color café oscuro, encima se había tejido gris descolorido y un ára rosado-café en el cambium	1	1
B34	Jichituriqui	15	17.5x14	café muy claro, se presenta de manera constante en toda la superficie	3	1
B4	Cuchi	0.5	17.5x14	Amarcas de agua® de color café, de distinto tono en la superficie, demarcadas por una delgada línea continua de color café		2
B7	Curupaú blanco	0	17.5x14	no hay decoloración visible, se observan estrías negras infiltrando la primera capa de tejido de la madera, en el punto de mínimo espesor de la corteza	0	1

Código	Especies	Quemaduras de alta intensidad - decoloración a los 60 días				
		Profundidad max. (mm)	Dimensiones (cm)	Descripción	Actividad de hongos	Actividad de insectos
A1	Tasaá	6	17.5x14	Manchas de color café oscuro y rosado hasta 6 mm de profundidad, seguidas por un línea de demarcación de 1.5 mm espesor	3	3
A11	Tarara amarilla	2	17.5x14	una sola línea de color café y de 2 mm de espesor	0	0
A14	Jichituriqui	2.5	17.5x14	línea de color café grisáceo y de 3 mm, no distribuida uniformemente sino en áreas donde la corteza es delgada	2	1
A15	Cuchi	14	17.5x14	línea negra-grisácea a los 14 mm y en la zona entre ésta y el cambium se encontraron vetas negras de decoloración y zonas grises, bien definidas, correspondientes con las áreas de corteza delgada	1	0
A2	Cuchi	16	17.5x14	mancha gris hasta una profundidad 16 mm, demarcada por una banda amarilla de 1.5 - 2 mm de espesor. Gran cantidad de actividad micótica en la superficie de la corteza interna, donde se formaron cavidades (entre la corteza y la madera). El cuchi presente fisuras profundas, debajo de las cuales se encontró la mayoría de la decoloración	3	1
A21	Curupaú blanco	0.5	17.5x14	línea muy delgada y de color café donde murió el cambium	0	1
A22	Tarara amarilla	0.6	17.5x14	decoloración de color café muy oscuro en algunas áreas, demarcada por un línea de 2 mm de cambium muerto, la decoloración se hace más clara a mayor profundidad, se extrajo la corteza externa revelando la corteza interna escamada blanca, con gran cantidad de cicatrices causadas por el fuego	2	1
A26	Morado	9.5	17.5x14	las áreas donde se contrajo la corteza se decoloraron hasta alcanzar un tono café-crema y quedaron demarcadas por una línea ondulada de color café	3	1
A27	Curupaú blanco	0.6	17.5x14	debajo de la corteza contraída se encontró decoloración de color café oscuro y la corteza interna cambió de color	1	1
A31	Morado	6.3	17.5x14	las áreas donde se contrajo la corteza se decoloraron hasta alcanzar un tono café-crema y quedaron demarcadas por una línea ondulada de color café	3	1
A32	Morado	2.7	17.5x14	a los 9.4 mm de profundidad se encontró una línea de demarcación de color negro grisáceo, también se encontraron tres tipos de larva consumiendo el tejido de la corteza	3	3
A48	Morado	8.8	17.5x14	decoloración de color café muy claro, demarcada por una delgada línea de color café, bien definida. En las áreas donde se levantó la corteza mostraban coloración amarillo-grisácea y estaban cubiertas por hongos grises	2	1

Código	Especies	Quemaduras de alta intensidad - decoloración a los 60 días				
del árbol		Profundidad max. (mm)	Dimensiones (cm)	Descripción	Actividad de hongos	Actividad de insectos
A8	Tasaá	6.2	17.5x14	coloración de color café claro, demarcada por una línea ligeramente más oscura	1	1
A9	Jichituriqui	21	7.5 x 1	decoloración sólo en áreas de corteza delgada, este individuo tenía corteza gruesa. A lo largo de una transecta de 15 cm del área, se encontró una superficie de 1 x 1 cm de decoloración	0	1
B1	Cuchi	8.5	17.5x14	decoloración gris ondulada sólo en áreas de corteza delgada	1	1
B11	Curupaú blanco	4.2	17.5x14	manchas de color rosado-grisáceo demarcada por una delgada línea gris, hongo blanco	1	2
B12	Jichituriqui	4.2	17.5x14	se produjo decoloración en las partes donde se contrajo la corteza, y ésta se presentó menos densa y se desintegró	0	0
Código	Especies	Quemaduras de alta intensidad - decoloración a los 60 días				
del árbol		Profundidad max. (mm)	Dimensiones (cm)	Descripción	Actividad de hongos	Actividad de insectos
B18	Tasaá	14	17.5x14	líneas de color café oscuro en el cambium y tejido café claro/café grisáceo extendiéndose hacia abajo. La necrosis del tejido termina después de una línea demarcatoria de color café de 0.4 mm	0	1
B2	Tarara amarilla	4.5	17.5x14	estriado de color negro en el punto de espesor mínimo de la corteza	0	1
B21	Tasaá	14	17.5x14	Ámbar de agua de color café claro, demarcada por una delgada línea gris	3	2
B24	Morado	7	17.5x14	decoloración café clara a gris, demarcada por una línea gris de 0.5 mm de espesor	0	1
B25	Curupaú blanco	5.5	17.5x14	gris oscura sin demarcación, cambium infiltrado por hongo negro en polvo, abundancia de insectos horadores de la madera.	3	3
B29	Tasaá	8	17.5x14	café clara a gris, demarcada por una línea gris de 0.5mm de espesor	0	1
B30	Tarara amarilla	0.9	17.5x14	los tejidos de la madera en el perímetro de la lesión se presentan de color café oscuro, hongos verdes y rojos	2	1
B31	Tarara amarilla	4.5	17.5x14	decoloración café-amarillenta, demarcada por un delgada línea roja	2	1
B32	Cuchi	2.2	17.5x14	línea negra de 2.2 mm en el punto de necrosis del cambium, tejidos de la madera estriados con delgadas líneas amarillas en áreas de corteza delgada	0	0
B33	Jichituriqui	13	17.5x14	a 10-13 mm de profundidad se encontró una línea de decoloración de 3-4 mm de color café oscuro, encima se había tejido gris descolorido y un área rosado-café en el cambium	1	1
B34	Jichituriqui	15	17.5x14	café muy claro, se presenta de manera constante en toda la superficie	3	1
B4	Cuchi	0.5	17.5x14	Ámbar de agua de color café, de distinto tono en la superficie, demarcadas por una delgada línea continua de color café		2
B7	Curupaú blanco	0	17.5x14	no hay decoloración visible, pero se observan estrías negras infiltrando la primera capa de tejido de la madera, en el punto de mínimo espesor de la corteza	0	1

Anexo 4. Resultados del Análisis Histoquímico por Especie

Morado (Machaerium scleroxylon)

El día 0 no se evidenció desarrollo de peridermis en la lesión. Las células del felema se mostraron lignificadas y la fluorescencia era leve. El día 15, se había formado una peridermis en las lesiones y la fluorescencia era definida. Grandes catindades de parénquima longitudinal y 5 a 10 canales traumáticos se hicieron visibles en cada campo. El día 60, la peridermis de las lesiones tenía un espesor de 6 células, y el espesor de la zona ligno-suberizada llegaba a aproximadamente 11 células. La peridermis tenía 0.42 mm desde la superficie de la herida el día 15, 0.72 mm el día 30 y 1.08 mm el día 60.

Cuchi (Astronium urundeuva)

No se evidenciaron cambios celulares definidos el día 0. El día 15 se observó una pequeña cantidad de fluorescencia y la formación de una peridermis. La profundidad del tejido necrótico fue limitada. El día 30, la peridermis estaba definida, la zona ligno-suberizada tenía un espesor de 5 células y la necrosis era relativamente reducida. Las células del parénquima longitudinal eran numerosas y se contaron 20 a 25 canales traumáticos de resina en cada campo. La suberina se hizo fácilmente visible en las capas de las paredes celulares y la zona ligno-suberizada formó una banda continua, paralela a la peridermis. El día 60, la zona ligno-suberizada se había reducido a 5 células de espesor, pero la fluorescencia se mantuvo definida y continua.

Tarara amarilla (Centrolobium microchaete)

Cierto grado de necrosis se hizo evidente el día 0, debido a la exposición a los elementos entre la recolección de muestras y la fijación química, pero no se observó fluorescencia o peridermis. El día 15, la necrosis alcanzaba los 0.38 mm de espesor sin evidenciarse una zona ligno-suberizada, pero con una ligera fluorescencia. El día 30, se observó desarrollo de una peridermis y una zona ligno-suberizada cerca del borde de las lesiones, de 4 células de espesor. La necrosis alcanzaba un espesor de aproximadamente 0.8 mm. El día 60, la peridermis tenía 3 células de espesor y la zona ligno-suberizada se había ampliado a 5 células de grosor. La necrosis se redujo a la mitad (0.4 mm), si bien es posible que una mitad de ésta se haya dislocado de la sección.

Tasaá (Acosmium cardenasii)

El día 0, la fluorescencia era leve y se observó cierta lignificación. El día 15, la peridermis tenía 3 células de espesor y era continua. La zona ligno-suberizada tenía 3 células de espesor y estaba bien formada. La necrosis se extendía 0.3 mm dentro del tejido. Tanto la peridermis como la zona ligno-suberizada se duplicaron en espesor el día 30 y el tejido necrótico alcanzaba los 0.56 mm. El día 60, la peridermis disminuyó su espesor a 6 células y la zona ligno-suberizada se mantuvo sin cambios. La necrosis disminuyó ligeramente.

Curupaú blanco (Anadenanthera colubrina)

No se evidenciaron cambios hasta el día 15, cuando se detectó una peridermis de 2 células de espesor. La zona ligno-suberizada era de 4 células de espesor y mostraba necrosis extensa (0.8 mm). El día 30, la peridermis tenía 3-4 células de espesor y la zona ligno-suberizada no mostraba cambios. El día 60, la necrosis alcanzaba un espesor de 1 mm, y la peridermis y zona ligno-suberizada se habían incrementado en la misma proporción, mostrándose completamente formadas y continuas.

Jichituriqui (*Aspidosperma macrocarpon*)

No se detectó peridermis ni zona ligno-suberizada hasta el día 60. Se observaron varias células parenquimáticas, esclereidas y un ritidoma grueso, pero muy pocos canales de resina. La peridermis alcanzó un espesor de 3-4 células y la zona ligno-suberizada fluctuó entre las 8-12 células de grosor.

Lesiones Térmicas

Quemaduras de baja intensidad

M. scleroxylon: no se detectó fluorescencia, lignina, deposición de suberina o peridermis. 0.48 mm de tejido necrótico.

A. urundeuva: peridermis a 1.98 mm del margen de la lesión. Fluorescencia de 15-25 células de espesor con necrosis encima y peridermis necrótica inmediatamente debajo.

C. microchaete: 2.2 mm de tejido necrótico, zona ligno-suberizada de 5 células de espesor y peridermis de 3 células de grosor.

A. cardenasii: deposición generalizada de lignina y suberina. No se detectó peridermis.

A. colubrina: 2.0 mm de tejido necrótico y zona ligno-suberizada de 3-5 células de espesor, continua y bien definida.

A. macrocarpon: no se observó ligno-suberización o peridermis.

Quemaduras de alta intensidad

M. scleroxylon: necrosis total, no se produjo fluorescencia.

A. urundeuva: necrosis, nueva peridermis.

C. microchaete: necrosis, no se produjo fluorescencia

cardenasii: peridermis de 2 células de espesor, deposición de suberina visible en las paredes celulares, necrosis.

A. colubrina: necrosis total.

A. macrocarpon: 0.8 mm de tejido necrótico, no se produjo fluorescencia.